Vestnik zoologii, **33**(4–5): 55–60, 1999

УДК 595.713

ИССЛЕДОВАНИЕ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ ЭКОЛОГИИ И ОНТОГЕНЕЗА ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ НОГОХВОСТОК (COLLEMBOLA, ENTOGNATHA)

И. В. Бондаренко

Донецкий университет, ул. Щорса, 9, Донецк, 340055 Украина

Получено 20 марта 1998

Исследование в лабораторных условиях экологии и онтогенеза четырех видов ногохвосток (Collembola, Entognatha). Бондаренко И. В. — Представлены данные по пищевым преферендумам, особенностям яйцекладок, длительности эмбриогенеза и полового созревания в зависимости от температуры экспонирования в лабораторных условиях коллембол *Xenylla grisea* (Axelson, 1900), *Neanura muscorum* (Templeton, 1835), *Heteromurus nitidus* (Templeton, 1835), *Willowsia nigromaculata* Lubbock, 1873. Новые результаты обсуждаются в связи с данными литературы. Отмечено явление некрофагии и "обкусывания" выростов яйцевых оболочек перед вылуплением молоди своего вида у *W. nigromaculata*. Определены оптимальные и летальные температуры эмбриогенеза и постэмбрионального развития упомянутых видов при фиксированной высокой влажности.

Ключевые слова: ногохвостки, Collembola, лабораторное разведение, яйцекладки, пищевые преферендумы.

Study of Ecology and Ontogenesis in Four Species of Springtails (Collembola, Entognatha) under the Laboratory Conditions. Bondarenko I. V. — The data on food preferences, peculiarities of oviposition, duration of embryogenesis and time for maturing depending on temperature in laboratory conditions for collembolans *Xenylla grisea* (Axelson, 1900), *Neanura muscorum* (Templeton, 1835), *Heteromurus nitidus* (Templeton, 1835), and *Willowsia nigromaculata* Lubbock, 1873 are presented. The new results are discussed in connection with literary data. The fenomenon of necrophagy and gnawing round the egg-coat enations/excrescences before hatching of self-species juveniles in *W. nigromaculata* are observed. The optimal and lethal temperatures with stable high humidity for embryogenesis and for maturing in species noted are defined.

Key words: springtails, Collembola, laboratory breeding, egg laying, food preferences.

В предыдущей работе (Бондаренко, Старостенко, Таращук, 1997) мы представили некоторые предварительные данные по биологии 16 видов ногохвосток, культивируемых в лаборатории в вариантах моно- и поликультур. В настоящем сообщении представлены результаты более углубленного изучения биологии и некоторых неисследованных параметров аутэкологии 4 видов коллембол, дополняющих список изученных нами ранее.

Материал и методы

В качестве объектов аутэкологических и биологических исследований нами были взяты 4 вида ногохвосток из 3 семейств:

1. *Xenylla grisea* (Axelson, 1900), сем. Hypogastruridae. Материал взят в Киевской обл. Особи были собраны на коре и в приствоповом опаде сосны. Этот космополитный нижнеподстилочный вид обычен в закрытых грунтах, компостах, в южных районах — вблизи водоемов, редок в ненарушенных почвах (Определитель коллембол... Сем. Hypogastruridae, 1994).

2. *Neanura muscorum* (Templeton, 1835), сем. Neanuridae. Материал взят в Донецкой обл. Живые экземпляры были собраны в байрачной дубраве на трухлявой древесине и в листовом опаде. Этот космополитный вид является обычным в лесных и степных биотопах (Таращук, 1995).

3. *Heteromurus nitidus* (Templeton, 1835), сем. Entomobryidae. Представители этого вида были в массе обнаружены нами в цветочных горшках в г. Донецке. Этот вид встречается во влажных луговых почвах, дуплах (Palissa, 1964), а также в лесных биоценозах Право- и Левобережья Днепра (Таращук, 1995).

4. *Willowsia nigromaculata* Lubbock, 1873, сем. Entomobryidae. Многочисленные особи этого вида были собраны на садовом участке в пристволовом опаде фруктовых деревьев и на пнях (Донецкая обл.). Вид обычен в лесных и степных биотопах Правобережья и только в лесных ценозах — на Левобережье (Таращук, 1995).

Из представителей вышеуказанных видов были сформированы моно- и поликультуры с использованием методик, предложенных Е. Варшав (1994) и Ж.-М. Тибо (Thibaud, 1970). Наиболее стабильными (долгоживущими) оказались монокультуры первых 3 видов. В бюксе с *W. nigromaculata*, который экспонировался при t=26°C и влажности 100%, произошла массовая гибель имагинальных, а затем и ювенильных стадий. Культура погибла в течение 9 сут. Очевидно, что этот верхнеподстилочный вид весьма чувствителен к сочетанию повышенной температуры с избыточной влажностью.

Пищевые преферендумы некоторых видов коллембол в лабораторных условиях

Ногохвостки участвуют в разложении растительных и животных остатков, вредят некоторым полевым и огородным культурам (Варшав, 1985). Питание коллембол связано в основном с потреблением органических веществ, подвергающихся воздействию различных микроорганизмов (грибов, актиномицетов, бактерий), а также с поеданием самих этих организмов (гифы грибов и т. п.) и водорослей (Гиляров, 1984). Конечно, лабораторные эксперименты не могут отразить всего многообразия трофических связей коллембол в природе, но они все же позволяют установить пищевые предпочтения отдельных видов. Так, нижнеподстилочная *X. grisea* в наших экспериментах проявила выраженную микофагию (табл. 1), активно питалась плодовым телом вешенки и дрожжами. Питание этого вида растительной органикой происходило лишь после того, как последняя подвергалась зарастанию мицелием. В поликультуре у *X. grisea* была зафиксирована копрофагия: несколько особей питались свежими фекалиями энтомобриид.*

Особи *N. muscorum* образовывали скопления в трухлявой древесине дуба и под его листовыми пластинками (мы отмечали подобную локализацию этого

Таблица 1. Пищевые преферендумы некоторых видов Collembola в лабораторных условиях
Table 1. Food preferences of some Collembolan species under laboratory conditions

Пищевые субстраты	Виды			
	Xenylla grisea	*Neanura muscorum*	*Heteromurus nitidus*	*Willowsia nigromaculata*
Сухие пекарские дрожжи	+ +	–	+ +	–
Плодовое тело вешенки *Pleurotus ostreatus*	+ +	–	+ +	+ –
Плодовое тело лисички *Canthareflus cibarius*	?	–	+ +	?
Лишайник (желтый) *Rhizocarpon sp. 1*	–	–	+ –	–
Лишайник (зеленый) *Rhizocarpon sp. 2*	–	–	+ –	–
Лишайник *Parmelia sp.*	–	–	–	–
Лишайник *Romalina sp.*	–	–	–	–
Лишайник *Cladonia sp.*	–	+ –	–	–
Трухлявая древесина дуба	+ –	+ +	+ –	+ +
Листовые пластинки дуба	+ –	+ +	+ –	+ +

Условные обозначения: "+ +" — активное питание на субстрате; "+ — " — субстрат потреблялся лишь в отсутствие альтернативной пищи; "—" — питание не зафиксировано; "?" — данный пищевой субстрат не предлагался.

* В опытах Е. Варшав (1985) представители этого вида отдавали предпочтение плодовому телу моховика зеленого и мышечным волокнам.

вида и в природных условиях). Следов поедания древесных волокон и листовой паренхимы не обнаружено, что объясняется спецификой сосущего ротового аппарата неанурид. Однако наличие фекалий на этих субстратах свидетельствует об их пищевой привлекательности и подтверждает наше предположение (Бондаренко и др., 1997) о том, что пищевым субстратом, очевидно, является жидкая фракция гниющей древесины и покрывающая ее микрофлора. В отсутствие дубовой коры и листовых пластинок особи образовывали небольшие скопления на талломах кладонии, там же обнаруживались немногочисленные фекалии.

Нижнеподстилочный *H. nitidus* в наших опытах продемонстрировал выраженную полифагию. Явное предпочтение животные отдавали аскомицетам и базидиомицетам, но в отсутствие этих грибов активно скелетировали листовые пластинки дуба, поедали древесные волокна, выедали подкорковый слой лишайников р. *Rhizocarpon* и ризоиды пармелии. В исследованиях Е. Варшав (1985), посвященных предпочитаемости пищевых материалов, представители этого вида активно питались на мышечных волокнах и, в то же время, интенсивно скелетировали листовые пластинки ольхи. По-видимому, пластичность в выборе кормов обусловливает, в некоторой степени, экологическую пластичность *H. nitidus* в природе и объясняет его космополитное распространение.

Кратковременность существования культуры *Willowsia nigromaculata*, к сожалению, не позволила нам выявить более или менее полный спектр пищевых преферендумов, однако нам удалось зафиксировать некоторые любопытные факты, касающиеся пищевого поведения. Так, вид оказывал явное предпочтение трухлявой древесине дуба и его сухим листьям. В отсутствие этого корма особи переходили на питание мицелием вешенки обыкновенной. Кроме того, мы отмечали неоднократно случаи некрофагии, когда особи поедали хитиновые покровы и высасывали гемолимфу погибших экземпляров своего вида. Мы наблюдали также, как имаго "обкусывали" выросты яйцевых оболочек за несколько часов до вылупления молоди. После выхода ювенильных особей довольно часто отмечались случаи поедания взрослыми животными яйцевых покровов.

Особенности яйцекладок

В предыдущей работе (Бондаренко и др., 1997) мы рассмотрели некоторые особенности откладки яиц у девяти представителей различных семейств Collembola. В таблице 2 мы приводим данные о внешнем виде и локализации яйцекладок для четырех других видов ногохвосток.

Таблица 2. Локализация яйцекладок и внешний вид яиц у некоторых видов коллембол

Table 2. Localization of egg laying and external view of eggs in some Collembolan species

Виды	Локализация яйцекладок	Внешний вид и количество яиц в кладке
Xenylla grisea	На стенках бюкса, поверхности субстрата, под кусочками коры и листовыми пластинками.	Яйца мелкие, прозрачные, обычно склеены между собой; 2–10 шт. в одной кладке.
Neanura muscorum	Под листовыми пластинками.	Яйца крупные желтоватые, непрозрачные. На поздних этапах эмбриогенеза оболочка приобретает пористую скульптуру; 4–7 шт. в одной кладке.
Heteromurus nitidus	На поверхности субстрата, в микротрещи-нах его, у стенок бюкса, под листовыми пластинками.	В 1-е сутки после откладки яйца округлые, желтовато-белые, непрозрачные. На 2-е сутки развития появляются выросты яйцевых оболочек, которые придают яйцам своеобразную форму (рис. 1). Яйца откладываются одиночно, реже кучно.
Willowsia nigromaculata	На поверхности субрядом с пищевым субстратом.	В 1-е сутки развития страта, — яйца округлые, желтовато-белые, неблестящие. На 2-е сутки появляются характерные выросты яйцевых оболочек, яйца приобретают своеобразную форму* (рис. 2); откладываются кучно, реже — поодиночке.

Примечание. * А. А. Прокопенко (1988) отмечает подобную же скульптуру яйцевых оболочек для *Willowsia buski*.

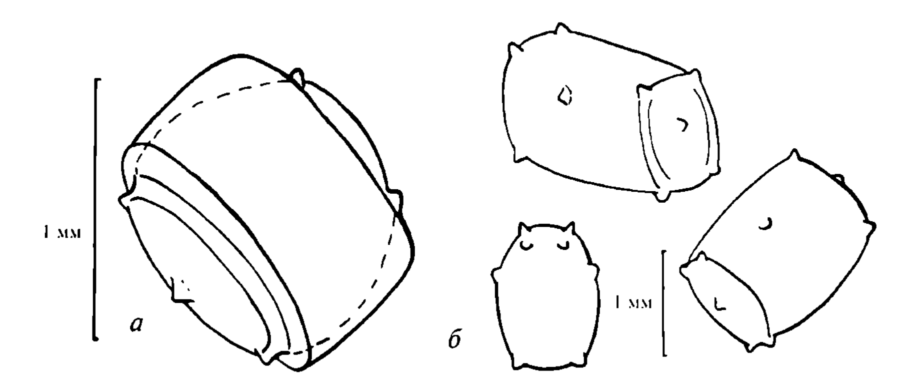


Рис. 1. Яйца *Heteromurus nitidus*: *а, б* — разное увеличение.

Fig. 1. Eggs of *Heteromurus nitidus*: *а, б* — different enlargement.

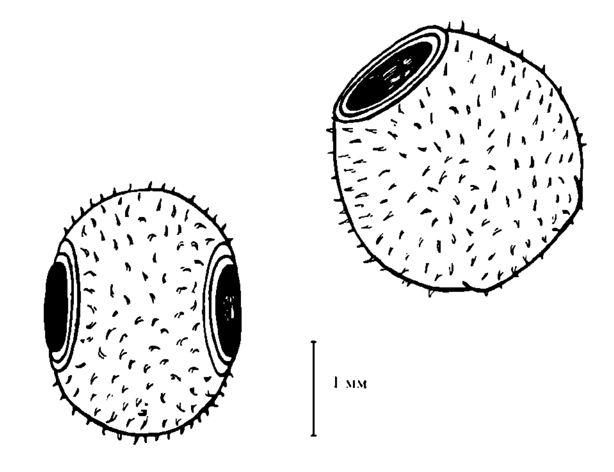


Рис. 2. Яйца *Willowsia nigromaculata*.

Fig. 2. Eggs of *Willowsia nigromaculata*.

Развитие сложной скульптуры яйцевых оболочек, как следует из наблюдений различных авторов (Прокопенко, 1988; Бондаренко и др., 1997), характерно для верхнеподстилочных форм подотряда Entomobryomorpha, например, для *Orchesella cincta, Willowsia buski, Tomocerus vulgaris* (Прокопенко, 1988). Возможно, что выросты яйцевых покровов верхнеподстилочных видов выполняют несколько функций: защита от высыхания, механическая защита, расселительная функция.

Влияние температуры на продолжительность развития некоторых видов

Выявление термопреферендумов отдельных видов позволяет выяснить пределы их возможностей в использовании меняющейся микроклиматической обстановки (Стебаева и др., 1977). Температурный режим влияет на подвижность особей (Vannier, Thibaud, 1971, цит. по: Стебаева и др., 1977), количество откладываемых яиц (Niijima, 1973, цит. по: Стебаева и др., 1977) и скорость развития (Agrell, 1941; Gisin, 1952, цит. по: Стебаева и др., 1977).

В наших опытах повышение температуры от 10 до 26°С при влажности 98–100% ускоряло эмбриональное развитие всех 4 видов (табл. 3). Однако, в случае с *Neanura muscorum* повышение температуры до 24–25°С хотя и сокращало период эмбриогенеза до 14–18 суток, но сопровождалось высокой смертностью ювенильных стадий. При t=26°С происходила полная гибель яиц до вылупления. В целом *N. muscorum* оказался наименее устойчив к повышенным температурам: уже при 21°С мы отмечали снижение двигательной активности особей, а при дальнейшем увеличении температуры — полное ее прекращение. По нашим данным температурный оптимум данного вида лежит в пределах от 10 до 17°С. Продолжительность развития яиц связана с температурой и варьирует от 14 до 30 суток (табл. 3). Однако минимальный процент гибели ювенильных особей отмечался при температурах 10–15°С.

Таблица 3. Длительность эмбриогенеза и время наступления половой зрелости у некоторых видов коллембол в зависимости от температуры

Table 3. Duration of the Embryogenesis and Time for Maturing in Several Collembolan Species Depending on Temperature

Виды	Температурные показатели, °С									
	10–15		15–18,5		21		24–25		26	
	э	п	э	п	э	п	э	п	э	п
Xenylla grisea	21	?	14	24–25	10	?	?	?	–	–
Neanura muscorum	30	?	28	?	25	?	14–18	?	–	–
Heteromurus nitidus	15	?	14–15	?	8	?	?	45–51	5	?
Willowsia nigromaculata	?	?	?	?	?	?	5–6	?	5–6	?

Условные обозначения: "э" — длительность эмбрионального развития (в сут); "п" — наступление половозрелости (возраст в сут); "?" — точное время не установлено; "–" — температуры неблагоприятные для нормального онтогенеза.

Для нижнеподстилочного *Xenylla grisea* также характерно сокращение эмбриогенеза с увеличением температуры (табл. 3). При этом в интервале от 10 до 21°С мы не наблюдали заметного увеличения или уменьшения смертности среди ювенильных стадий. Но при 24–26°С отмечалось общее угнетение популяции, и яйцекладки прекратились.

H. nitidus в наших опытах показал наибольшую термоустойчивость. Повышение температуры до 24–26°С не повлияло на двигательную активность особей, но сократило развитие яиц до 5 суток (табл. 3). Температурный оптимум для этого вида довольно широк: 10–26°С. Для преимагинальных стадий нами был установлен верхний летальный порог температуры: он составляет 35°С при 100%-ной влажности. Увеличение ювенильной смертности происходило при t=28,5–34°С, в этом же интервале наблюдалось снижение двигательной активности взрослых стадий.

В общем можно отметить большую резистентность ювенильных особей этого вида к повышению температуры в сочетании со 100%-ной влажностью. Сходное явление повышенной резистентности ювенильных особей описывает Дж. Цеттель (Zettel, 1982, цит. по: Определитель..., 1988), но по отношению к нижним летальным температурам, у *Orchesella villosa* и *Hypogastrura assimilis*.

К сожалению, мы не смогли выяснить отношение *W. nigromaculata* к температурам ниже 24°С из-за скорой гибели культуры. Мы можем лишь отметить чрезвычайно быстрое по сравнению с другими видами развитие яиц, происходящее за 5–6 сут. Подобное ускорение эмбриогенеза связано, очевидно, с нестабильностью гидротермических факторов в верхних слоях подстилки и на ее поверхности в природных условиях.

Бондаренко И. В., Старостенко Е. В, Таращук М. В. Некоторые особенности лабораторного разведения ногохвосток (Collembola, Entognatha) различных семейств // Вестн. зоологии. — 1997. — 31 (4). — С. 42–50.

Варшав Е. В. О питании и влиянии диеты на жизненный цикл коллембол // Гельминты и их промежуточные хозяева. — Горький : Горьков. пед. ин-т, 1985. — С. 89–92.

Варшав Е. В. Обеспечение живым материалом лабораторного практикума по экологии // Фундаментальная и методическая подготовка будущего специалиста по экологии и охране природы, часть II : Тез. докл. Российск. научно-практич. конф. — Орел, 1994. — С. 91–92.

Гиляров М. С. Коллемболы, их место в системе, особенности и значение // Фауна и экология ногохвосток. — М. : Наука, 1984. — С. 3–11.

Определитель коллембол фауны СССР. — М. : Наука, 1988. — 214 с.

Определитель коллембол фауны России и сопредельных стран. Сем. Hypogastruridae. — М. : Наука, 1994. — 336 с.

Прокопенко А. А. К биологии поверхностно-обитающих видов ногохвосток украинской лесостепи // Экология микроартропод лесных почв. — М. : Наука, 1988. — С. 66–69.

Стебаева С. К., Сухова Т. И., Щербаков А. Н. Отношение ногохвосток (Collembola) различных жизненных форм к градиенту температур // Зоол. журн. — 1977. — **56**, вып. 7. — С. 1021—1029.
Таращук М. В. Таксономическая структура фауны ногохвосток (Collembola, Entognatha) в провинциях лесостепи Евразии // Изв. РАН. Сер. биол. — 1995. — № 5. — С. 566—578.
Agrell J. Zur okologie der Collembolen. Untersuchungen Schwedisch — Lappland // Opusc. Ent. Suppl. Lund. — 1941. — Bd. 3. —236 S.
Gisin G. Okologische Studien uber die Collembolen des Blattkomposts // Rev. Suisse Zool. — 1952. — **59**. — S. 543—578.
Niijima K. Experemental studies on the life history, fecundity and growth of Sinella curviseta (Apterygota, Collembola) // Pedobiologia. — 1973. — **13**, № 3. — P. 186—204.
Palissa A. Die Tierwelt Mitteleuropas. IV. Apterygota. — Leipzig, 1964. — 407 S.
Thibaud J.-M. Biologie et e'cologie des Collemboles Hypogastruridae e'daphiques et cavernicoles // Me'm. Nat. histoire nature. (nouv. se'r.). — 1970. — Se'r. A, Zool. — T. 66. — 3. — P. 1—201.
Vannier G., Thibaud J.-M. Relation entre l'activite motrice d'une espece de collemboles cavernicoles et les variations de temperature dans son biotope // Rev. Ecol. Biol. Soc. — 1971. — **8**, № 2. — P. 261—286.
Zettel J. Age dependance of cold hardiness in Isotoma hiemalis and some other springtails // CRYO-letters, 1982. — **3**. — P. 311.